



Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Magnetická orientace savců
Magnetic orientation in mammals
Bakalářská práce

Kristýna Tejmlová
Školitel: Mgr. Pavel Němec, Ph.D.

Praha 2010

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a s použitím uvedené literatury.

V Praze dne 12. srpna 2010

Kristýna Tejmlová

Tímto bych ráda poděkovala svému školiteli Mgr. Pavlu Němcovi, Ph.D. za rady a pomoc při psaní mé bakalářské práce.

Abstrakt

Geomagnetické pole Země může živočichům poskytovat směrovou a poziční informaci. Schopnost tuto informaci vnímat a využívat se nazývá magnetorecepce. Mechanismy magnetorecepce zatím nejsou zcela známy. Tři hlavní hypotézy lze rozdělit na mechanismy na světle nezávislé a závislé. Na světle nezávislé jsou mechanismy založené na elektromagnetické indukci a mechanismy založené na biogenním magnetitu. Na světle závislý je mechanismus reakcí radikálových párů. Vnímání geomagnetického pole umožňuje živočichům orientaci na dlouhé i krátké vzdálenosti. Projevit se může jako magnetický alignment, tj. spontánní natočení živočicha v prostoru určitým směrem vůči vektoru geomagnetického pole. Dalším projevem je magnetický polaritní nebo inklinální kompas, který živočichům umožňuje určení azimutu, tj. úhlu mezi směrem jejich pohybu a vektorem geomagnetického pole. Stanovit polohu a určit směr k cíli podle inklinace a intenzity magnetického pole umožňuje živočichům navigační mapa. Magnetická orientace savců se zdá být široce rozšířeným jevem. U hlodavců *Rodentia* lze pozorovat polaritní magnetický kompas, který je u podzemních hlodavců nezávislý na světle. Sudokopytníci *Artiodactyla* vykazují severojižní alignment, který je narušován nízkofrekvenčním magnetickým polem generovaným elektrickým vedením vysokého napětí. Letouni *Chiroptera* nejspíše disponují polaritním magnetickým kompasem založeným na jednodoménovém magnetitu, který je denně kalibrován západem slunce. Nepřímé důkazy rovněž naznačují, že geomagnetického pole využívají pro navigaci při migracích také kytovci (Cetacea).

Abstract

Earth's magnetic field can provide animal with both directional and positional information. The ability to perceive and utilize information extracted from the geomagnetic field is called magnetoreception. Magnetoreception mechanisms remain largely unknown. Three main hypotheses are currently supported by experimental evidence. The light-independent mechanisms are based either on electromagnetic induction or on biogenic magnetite. The light-dependent mechanism is based on specific chemical reaction between radical pairs. Perception of the geomagnetic field facilitates both long- and short-distance orientation of animals. Some animals exhibit the magnetic alignment, i.e., spontaneous preference for a certain geomagnetic direction. Another manifestation of magnetoreception is magnetic

compass (polarity- or inclination-based, depending on species), which enable an animal to determine the azimuth, i.e., the angle between the direction of motion and geomagnetic field vector. Magnetic map sense enable an animal to determine its position and direction to the goal destination, most likely utilizing the inclination and the intensity of the geomagnetic field as navigational cues. Magnetic orientation of mammals seems to be a widespread phenomenon. Light-independent, polarity compass has been reported in subterranean rodents. Ruminants exhibit north-south alignment, which is disrupted by low-frequency magnetic fields generated by electrical high-voltage lines. Bats possess magnetic polarity compass probably based on single-domain magnetite, which is daily calibrated by sunset. An indirect evidence also suggests that geomagnetic cues guide migration of whales.

Klíčová slova

geomagnetické pole, orientace, magnetický kompas, savci, magnetorecepce

Key words

geomagnetic field, orientation, magnetic compass, mammals, magnetoreception

Cíl bakalářské práce

Cílem mé bakalářské práce je stručné nastínění problematiky magnetické orientace a shrnutí dosavadních poznatků o magnetickém smyslu savců.

Obsah

ABSTRAKT.....	4
KLÍČOVÁ SLOVA.....	5
CÍL BAKALÁŘSKÉ PRÁCE	5
OBSAH.....	6
ÚVOD	7
1 GEOMAGNETICKÉ POLE.....	8
2 MAGNETOAEROTAXE	9
3 MAGNETORECEPCE.....	11
4 MAGNETICKÁ ORIENTACE	13
4.1 MAGNETICKÝ ALIGNMENT.....	13
4.2 MAGNETICKÝ KOMPAS	13
4.2.1 <i>Polaritní kompas</i>	14
4.2.2 <i>Inklinační kompas</i>	14
4.3 NAVIGAČNÍ MAPA.....	14
5 MAGNETICKÁ ORIENTACE SAVCŮ	15
5.1 HLODAVCI (RODENTIA)	15
5.1.1 <i>Podzemní hlodavci</i>	17
5.2 LETOUNI (CHIROPTERA)	19
5.3 SUDOKOPYTNÍCI (ARTIODACTYLA)	21
5.4 KYTOVCI (CETACEA).....	22
ZÁVĚR.....	23
POUŽITÁ LITERATURA	24

ÚVOD

Magnetické pole Země nabízí živočichům různá vodítka, která mohou při své orientaci využít. Zde můžu uvést např. inklinaci, intenzitu nebo polaritu magnetického pole. Schopnost vnímat magnetické pole Země můžeme nalézt u mnoha fylogeneticky vzdálených skupin živočichů, například u mlžů, členovců, a zástupců všech velkých skupin obratlovců – paryb, ryb, obojživelníků, plazů, ptáků a savců.

V posledních dvaceti letech se podařilo získat o magnetické orientaci a magnetorecepci velké množství důkazů. Nejlépe prostudovanou skupinou jsou ptáci, následují mořské želvy a ostatní modelové skupiny, včetně savců, jsou prozkoumány podstatně méně. U ptáků, mořských želv a čolků byl prokázán inklinální magnetický kompas. U podzemních hlodavců a netopýrů byl naopak demonstrován kompas polaritní. Na základě zrakové ekologie bychom však u myší a křečků mohli očekávat na světle závislý inklinální kompas jako ptáků. Z fylogenetických důvodů však nesmíme opomenout také jejich blízkost s rypši, kteří mají na světle nezávislý polaritní kompas.

Cílem této bakalářské práce je shrnout soudobé poznatky o magnetické orientaci savců a stručně nastínit obecné zákonitosti týkající se magnetické orientace.

Práce je rozčleněna do pěti kapitol. První čtyři kapitoly jsou obecnější a zabývají se základní charakteristikou geomagnetického pole, magnetoaerotaxe, mechanismů magnetorecepce a magnetické orientace. Magnetické orientaci savců je věnována poslední kapitola, ve které se již podrobněji věnuji experimentům, které byly do dnešní doby provedeny.

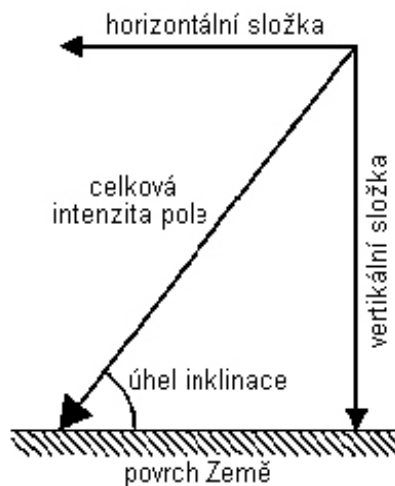
1 GEOMAGNETICKÉ POLE

Geomagnetické pole (magnetické pole Země) nejspíše vzniklo v důsledku interakce mezi rychlejším rotačním pohybem polotekutého jádra planety a pomaleji se otáčející pevnou kůrou. Magnetické pole Země má dipólový charakter a rozložení jeho siločar je podobné rozložení siločar tyčového magnetu. Stejně jako tyčový magnet má Země dva póly, severní a jižní magnetický pól. Osa spojující tyto dva póly je v současnosti odkloněna od rotační osy Země o $11,5^\circ$. Magnetické póly se tedy s těmi zeměpisnými neshodují. Úhel mezi magnetickým a zeměpisným poledníkem se nazývá deklinace.

Zemské magnetické pole (geomagnetické pole) je vektor, který má velikost i směr. Lze ho charakterizovat celkovou intenzitou a inklinací. Celková intenzita (H) je vektorová veličina popisující sílu geomagnetického pole. Její hodnota se mění se zeměpisnou polohou. Intenzitu můžeme rozložit na dvě složky: vertikální a horizontální. Intenzita je nejsilnější na pólech a nejslabší v rovníkových oblastech. Inklinace je úhel, který svírá celková intenzita magnetického pole s vodorovnou rovinou. Hodnota inklinace na magnetických pólech je 90° . Směrem k rovníku se její hodnota snižuje a na rovníku klesne až na nulu. Živočichy, tedy může informovat o vzdálenosti od rovníku a její orientace o tom, zda se nachází na severní nebo jižní polokouli. Další vektorovou veličinou popisující sílu geomagnetického pole je magnetická indukce B . Magnetická indukce je charakterizována vztahem: $\vec{B} = \mu \vec{H}$, kde μ značí permeabilitu (veličinu charakterizující magnetické vlastnosti daného materiálu).

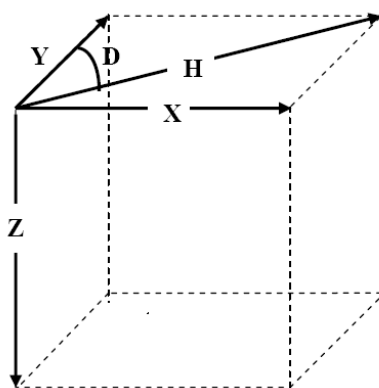
Magnetické pole Země lze popsat dvěma způsoby. Pomocí tří kolmých vektorů (XYZ - složek) nebo pomocí horizontální složky, vertikální složky a úhlu deklinace (HDZ/DHZ složek) (obr.2).

Při zkoumání magnetického smyslu živočichů je nutné brát v potaz různé anomálie geomagnetického pole. Vnější krátkodobé změny magnetického pole jsou vyvolány elektrickými proudy tekoucími v horních vrstvách atmosféry (v ionosféře) a při zemi způsobují malá kolísání magnetického pole. Malá kolísání v zemském magnetismu vznikají také při styku jádra s pláštěm a jsou pravděpodobně způsobena malými proudy nebo víry ve vnějším jádru. Podobný účinek mohou mít také velká tělesa magnetických hornin a rud v kůře.



Obr. 1 - Vztah mezi parametry magnetického pole.

(převzato z Lohmann a kol. 2008)



Obr.2 - Složky magnetického pole Země

- HDZ složka: H-horizontální složka, D-deklinace, Z-vertikální složka
- XYZ složka: Z-vertikální složka, X-východní složka, Y-severní složka

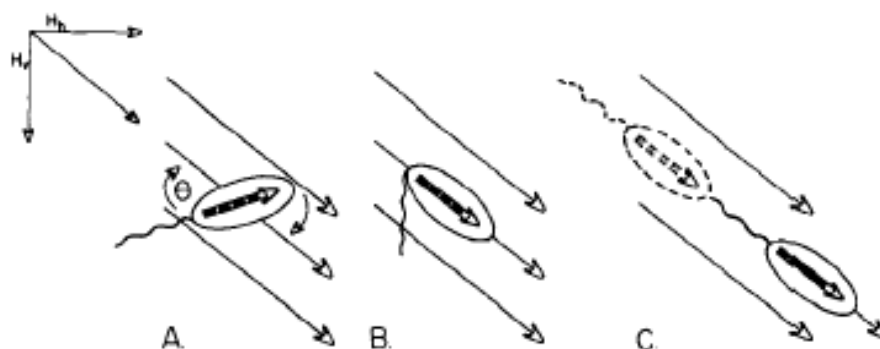
2 MAGNETOAEROTAXE

V roce 1970 byly Blakemorem objeveny Gram negativní, většinou bičíkaté bakterie (*Aquaspirillum magnetotacticum*), které se natáčely a pohybovaly podél magnetických siločar (Blackmore 1975)(obr.3). Tyto bakterie jsou obligátně mikroaerofilní nebo anaerobní a vykazují negativní taxi a/nebo růstovou odpověď na atmosférickou koncentraci kyslíku (Bazylinsky a Frankel 2004).

Bakterie se pasivně natáčí do směru magnetických siločar a následně se podél magnetických siločar pohybují. Nedochází u nich ke zpracování a využívání informací o magnetickém poli čili k orientaci v pravém slova smyslu.

Bakterie syntetizují intracelulární membránou opouzdřená magnetická zrna, magnetosomy (Blakemore 2002). Jsou to váčky dlouhé 35 – 120 nm (Bazylynsky a Frankel 2004). Obsahují jednodoménové a druhově specifické drobné krystaly magnetitu (Fe_3O_4) nebo greigitu (Fe_3S_4), obalené fosfolipidovou dvojvrstvou. Vytvářejí řetízky, které se chovají jako tyčové magnety. Dipólové momenty jednotlivých krystalů v řetízku se v důsledku magnetických interakcí uspořádávají paralelně, takže se bakterie natáčí podél magnetických indukčních čar. Magnetozómy tedy umožňují bakteriím unikat randomizujícímu efektu Braunova pohybu (neuspořádaného pohybu částic).

Pohyb napomáhající bakteriím nalézt optimální koncentraci kyslíku O_2 byl pojmenován magnetoaerotaxe (Bazylynsky a Frankel 2004). Tento pohyb byl sledován u bakterií žijících na rozhraní aerobní a anaerobní zóny. Bakterie v kyslíkatém prostředí plavou dolů podél indukčních čar magnetického pole, přičemž jejich bičík se točí proti směru hodinových ručiček. Oproti tomu bakterie v bezkyslíkatém prostředí plavou podél indukčních čar nahoru a bičíkem točí po směru hodinových ručiček (Bazylynsky a Frankel 2004) (obr.4). Směr pohybu bakterie tedy závisí na gradientu kyslíku, nikoli na magnetickém poli. To určuje pouze osu pohybu a nikoliv směr.



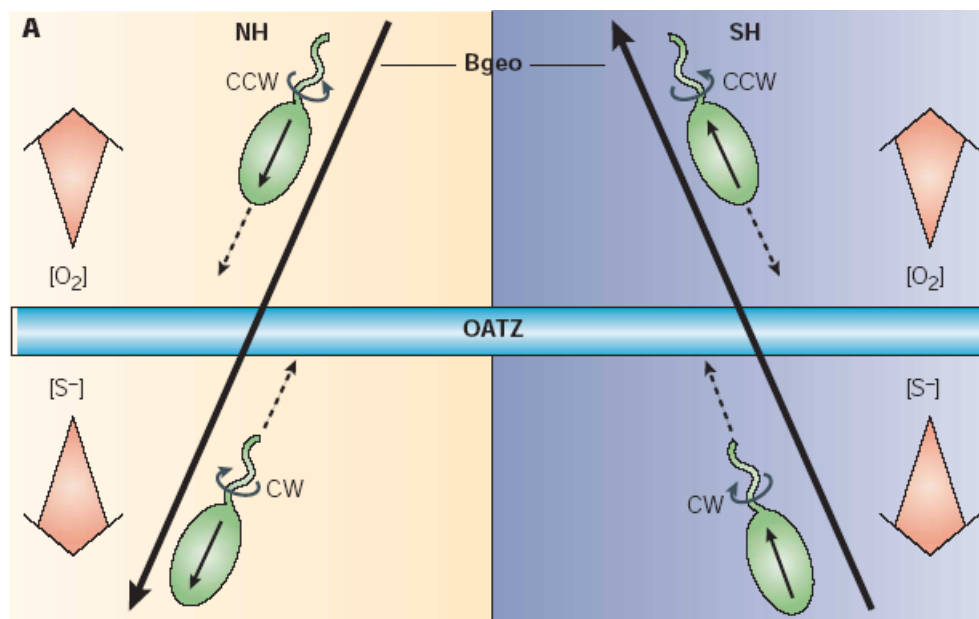
Obr. 3 – Uspořádání magnetotaktických bakterií podél magnetických siločar.

A – bakterie se natáčí po směru magnetických siločar

B – nepohybující se i mrtvé bakterie s magnetosomy se uspořádávají podél siločar

C - pohybující se magnetotaktické bakterie preferují pohyb podél magnetických siločar

(Převzato z Blakemore a kol. 1982)



Obr.4 – Zobrazení magnetoaerotaxe bakterií

Na severní a jižní polokouli se bakterie pohybují pomocí magnetoaerotaxe, díky níž dokáží najít optimální koncentraci O_2 na rozhraní aerobní a anaerobní zóny. Na obou polokoulích bakterie v kyslíkatém prostředí plavou dolů podél magnetických indukčních čar geomagnetického pole a točí bičíkem proti směru hodinových ručiček. Bakterie v bezkyslíkatém prostředí plavou podél indukčních čar nahoru a točí bičíkem po směru hodinových ručiček.

Zkratky: NH – severní polokoule, SH – jižní polokoule, OATZ – přechodová zóna aerobního a anaerobního prostředí, CCW – proti směru hodinových ručiček, CW – po směru hodinových ručiček, Bgeo – magnetické siločáry (převzato z Bazylinski a kol. 2004)

3 MAGNETORECEPCE

Magnetorecepce je schopnost živočichů využívat informace poskytované magnetickým polem Země a transdukovat magnetickou energii v elektrický signál, který je následně přenesen a interpretován v CNS (Johnsen a Lohmann 2005). Přestože je magnetorecepce zkoumána již od 60. let 20. století, její mechanismy ani receptory nejsou stále spolehlivě popsány. Vzhledem k tomu, že magnetické pole prostupuje volně celým tělem, mohou být magnetoreceptory teoreticky drobné a rozptýlené ve tkáních (Johnsen a Lohmann 2005).

Magnetorecepce není jednotný jev, živočichové používají odlišné parametry v geomagnetickém poli pro odlišné úkoly (Wiltschko a Wiltschko 2005). Což znamená, že

neexistuje pouze jeden mechanismus magnetorecepce. Během posledních tří desetiletí, bylo navrženo několik různých mechanismů, které by mohly poskytovat základ pro detekci magnetických polí (Johnsen a Lohmann 2005). Ukázalo se, že určité vlnové délky světla mají vliv na magnetickou orientaci řady zvířat včetně much, obojživelníků a ptáků (Philips a kol.). Takže mechanismy magnetorecepce můžeme rozdělit na mechanismy závislé na světle, kam se řadí teorie radikálových párů a mechanismy nezávislé na světle, hypotéza elektromagnetické indukce a magnetitová hypotéza.

Elektromagnetická indukce je jev, kdy při pohybu vodiče vůči indukčním čarám vzniká na jeho koncích náboj a při propojení vodivým médiem tak vzniká elektrický obvod s protékajícím proudem. (Johnsen a Lohmann 2000). Elektromagnetická indukce vysvětluje princip detekce magnetického pole Země. Vzhledem k citlivosti elektrodceptorů, požadavku vodivého média a faktorům ovlivňujícím elektromagnetickou indukci, připadají v úvahu pouze velcí a rychlí živočišové žijící v moři (Johnsen a Lohmann 2005).

Magnetitová hypotéza vychází z předpokladu, že ve tkáních existují ferromagnetické částice, které se chovají jako magnety. Podle této hypotézy jsou živočišové mající magnetit schopni detekovat polaritu magnetického pole (tzn. že mohou rozlišovat mezi severem a jihem) (Johnsen 2005). Magnetitová hypotéza je založena na existenci malých částíček permanentně magnetického materiálu, zatímco model radikálových párů stanoví chemické reakce citlivé na velmi slabé magnetické pole a je založený na fotopigmentech se singlet-tripletovými přeměnami.

Jako recepční molekula modelu radikálových párů byly navrženy kryptochromy (Ritz a kol. 2000). Na rozdíl od elektromagnetické indukce a modelu jedno-doménového magnetitu není radikálový pár schopen detekovat polaritu magnetického pole (Johnsen a kol. 2005) a lze jej aplikovat pouze na magnetický kompas ptáků, obojživelníků a mořských želv (Wiltschko a Wiltschko 1995).

4 MAGNETICKÁ ORIENTACE

Schopnost magnetické orientace je oproti magnetotaxi definována jako schopnost živočicha využívat informace o magnetickém poli k aktivnímu ovládní svého pohybu.

Geomagnetické pole poskytuje živočichům dva druhy navigační informace. Magnetický vektor, který zprostředkovává živočichům směrovou informaci a může být použit jako kompas. A celková intenzita a/nebo inklinace, která ukazuje gradient mezi magnetickými póly a magnetickým rovníkem a může být použita jako součást systému určujícího pozici, tedy tzv. mapového smyslu (Wiltschko a Wiltschko 2006).

4.1 Magnetický alignment

Magnetický alignment je spontánní behaviorální vyjádření magnetorecepce, kdy se živočich otáčí v prostoru určitým směrem. Výskyt magnetického alignmentu byl zaznamenán jak u některých druhů hmyzu, tak u obratlovců, konkrétně u úhořů (Wiltschko a Wiltschko 1995), skotu a srnčí zvěře (Begall 2008; Burda 2008).

4.2 Magnetický kompas

Magnetický kompas je prostředkem k určení směrů, tj. indikuje, kde leží sever, jih, východ a západ. Na rozdíl od alignmentu může živočich vybavený magnetickým kompasem určit jakýkoli kurz vzhledem k magnetickému poli (Wiltschko a Wiltschko 2005). Pomocí magnetického kompasu může tedy živočich determinovat azimut, tj. odchylku mezi magnetickým severem a horizontálním směrem vlastního pohybu.

Charakteristickým znakem používání magnetického kompasu je reakce živočicha na posun magnetického severu odpovídající změnou v orientaci (Wiltschko a Wiltschko 2006). Magnetická kompasová orientace je u živočichů široce rozšířená. Magnetický kompas využívají k navigaci při migracích případně pro orientaci v omezeném prostoru domovského okrsku (např. při stavbě hnízda) například lososovité ryby, mloci, mořské želvy, ptáci a hlodavci (Deutschlander et al. 2003; Wiltschko 1995).

Podle složek magnetického pole, které je využíváno k určení polarity magnetického vektoru, můžeme rozlišit dva typy magnetického kompasu, polaritní a inklinální magnetický kompas.

4.2.1 Polaritní kompas

Živočichové disponující polaritním kompasem jsou schopni přímo určit polohu severního, resp. jižního magnetického pólu, z polarity horizontální složky pole. Tento kompas funguje podobným způsobem jako lidské technické kompasy. Využití magnetického kompasu je doloženo u některých podzemních hlodavců (Marhold a kol. 1997), lososů a langust (Lohmann a kol. 2008).

4.2.2 Inklinální kompas

Živočichové disponující inklinálním magnetickým kompasem nedokáží rozeznat mezi směrem k severnímu a směrem k jižnímu pólu. Rozlišují mezi směry k pólu (siločáry směřují k zemi) a směry k rovníku (siločáry směřují nahoru) (Wiltschko a Wiltschko 2002). Svou polohu určují z inklinace a intenzity magnetického pole. Polaritu magnetického pole nedokáží rozpoznat (Johnsen a kol. 2005).

Odpověď živočichů na experimentální obrácení inklinace magnetického pole, tj. na otočení vertikální složky, nám napovídá o jaký typ magnetického kompasu se jedná. Inklinální kompas byl zaznamenán u migrujících ptáků, mořských želv (Lohmann a kol. 2008) a čolků (Phillips a kol. 1986). Když byla ptákům experimentálně obrácena horizontální složka pole o 180°, reagovali letem čelem vzad. Stejný obrat nastal také, zůstala-li horizontální složka stejná a byla obrácena inklinace.

4.3 Navigační mapa

Navigační mapa slouží ke stanovení polohy a nalezení cesty k cíli (Boles a kol. 2003). Mapa je považována za směrově orientovaný mentální obraz prostorové distribuce faktorů okolního prostředí (Wiltschko a Wiltschko 1995).

Znalost magnetické mapy je z části vrozená a z části vzniká na základě zkušenosti, kdy se mladý jedinec pohybuje v okolí svého domova (Johnsen a Lohmann, 2005) a je podmíněna schopností vnímat intenzitu a inklinaci geomagnetického pole.

První záznamy o navigačních mapách u živočichů jsou u holubů domácích (*Columba livia f. domestica*), později byli získány důkazy o evidenci magnetického mapového smyslu u pěvců, čolků a langust (review viz Wiltschko a Wiltschko, 2005).

5 MAGNETICKÁ ORIENTACE SAVCŮ

5.1 Hlodavci (Rodentia)

Hlodavci *Rodentia* jsou v oblasti magnetické orientace dosud nejlépe prozkoumanou skupinou savců. Modelovým druhem se stal ryposh druhu *Fukomys anselli* (Bathyergidae, Rodentia). Ačkoli nejen o ryposhích je známo, že využívají informace magnetického pole Země. Existují také práce, demonstrující schopnost orientovat se magnetickým kompasem rovněž u slepců (Spalacidae), křečků (Cricetidae), myšic a myší (Muridae).

Podzemní hlodavci mají magnetický kompas zprostředkovaný mechanismem obsahujícím magnetický materiál a předpokládá se, že se jedná o částice biogenního magnetitu (Marhold a kol. 1997, Kimchi a Terkel 2001). Proto u myší a křečků očekáváme z fylogenetických důvodů magnetický kompas založený na magnetitu (Muheim a kol. 2006). Můžeme u nich ale také, na základě zrakové ekologie, očekávat na světle závislý inklinální kompas, který můžeme najít u ptáků a čolků (Muheim a kol. 2006).

Myši:

První návrhy existence magnetického kompasu u malých savců pocházejí z testování homingu myšice křovinné *Apodemus sylvaticus* (Mather a Baker 1980, 1981). Myšice byly přemístěny do arén vzdálených až 80 m od jejich přirozeného habitatu. V aréně byly nahrány jejich směrové tendence s ohledem na čas strávený v každém rameni arény. Projevila se signifikantní preference ve směru odchytu (Wiltschko a Wiltschko 1995; Mather a Baker 1980, 1981).

U inbredních myší kmene C57BL/6J byla zaznamenána unimodální magnetická kompasová orientace (Muheim a kol. 2006). Tato orientace se projevila během experimentu, při kterém bylo využito tendence myší stavět hnízda v tmavé části terária. Myši byly zpočátku

trénované stavět hnízda v jednom ze čtyř magnetických směrů vytvořených světelným gradientem podél dlouhé osy terária (terária byla různě orientována vůči magnetickému poli země) (Muheim a kol. 2006). Následně byly během noci testovány v kruhové vizuálně symetrické aréně v jednom ze čtyř uspořádání magnetického pole (přirozené magnetické pole, nebo magnetický sever posunutý na východ, jih, západ). Výsledné distribuce pozic hnízd vztažené k magnetickému poli ukazovaly velmi slabou bimodální distribuci. Avšak s ohledem k natrénovanému magnetickému směru, tedy směru korespondujícímu s temným koncem tréninkové klece, byly pozice hnízd silně unimodálně orientované (Muheim a kol. 2006).

Křečci:

Schopnost vnímat geomagnetického pole byla prokázána u dvou druhů křečků. Konkrétně u džungarského křečka, *Phodopus sungorus* (Deutschlander a kol. 2003) a u křečka bělonohého, *Peromyscus leucopus* (August a kol. 1989).

V roce 1989 publikoval P.V. August práci zabývající se magnetickou orientací u křečka bělonohého *Peromyscus leucopus*. V této studii byl *P. leucopus* přemístěn do kruhové arény, kde byla pozorována jeho explorační aktivita. Kontrolní skupina svou explorační aktivitu soustředila v části arény, která odpovídala směru domů. Experimentální skupina, které byla obrácena horizontální komponenta geomagnetického pole, koncentrovala svou aktivitu oproti kontrolní skupině v opačném směru než-li byl směr domů (August a kol. 1989). Rozdíl ve směrech explorační aktivity mezi kontrolní a experimentální skupinou byl shodný s hypotézou, že *P. leucopus* používá geomagnetické pole k odvození kompasové orientace (August a kol. 1989).

Phodopus sungorus používá naučenou směrovou informaci magnetického pole k umístění svých hnízd (Deutschlander a kol. 2003). Testováním ve velkých kruhových arénách ve čtyřech různých uspořádáních magnetického pole (magnetický sever byl otočen ke geografickému severu, tj. přirozené pole, východu, jihu nebo západu) bylo zjišťováno, zda změna v alignmentu magnetického pole ovlivňuje směr umístění hnízd a jestli není preference umístování hnízd podél určité osy naučená odpověď. Zvířata byla do arén umístována 3 hodiny před začátkem temné fáze a byla tam ponechána do dalšího rána. Kontrolní skupina byla orientována bimodálně podél osy 118 – 298° (Deutschlander a kol. 2003).

5.1.1 Podzemní hlodavci

Ačkoli bylo zkoumáno více druhů podzemních hlodavců, schopnost vnímat zemské magnetické pole, byla zatím prokázána jen u dvou druhů, *Spalax ehrenbergii* (Kimchi a kol. 2001a) a *Fucomys anselli* (dříve *Cryptomys hottentotus/anselli*) (Burda a kol. 1990, Marhold a kol. 1997).

Rypoši (*Bathyergidae*)

Čeď rypošovití (*Bathyergidae*), zahrnuje druhy solitérní, sociální a také druhy eusociální. Zástupci rodu *Fucomys* vytvářejí sociální kolonie s širokou škálou strategií kooperativního páření, jež zamezuje příbuzenskému křížení. Rypoši jsou podzemní hlodavci, kteří jsou téměř slepí. Prostředí, ve kterém žijí, je nutí čelit překážkám v prostorové orientaci, se kterými se živočichové žijící nadzemí nesetkají (Moritz a kol. 2007). Jejich zbytkový zrak reaguje pouze na světlo a tmu (Wegner a kol. 2006; Kott a kol. 2010). Předpokládá se tedy, že zrakový systém pro prostorovou orientaci v tunelech nevyužívají (Němec a kol. 2007, 2008). Relativně konstantní a spolehlivou směrovou informaci v podzemí představuje zemské magnetické pole.

Rypoši mají i přes smyslovou limitaci výbornou schopnost prostorové orientace (Kimchi and Terkel 2001). Čímž se naskytá otázka, zda tato schopnost orientovat se v podzemí není důsledkem toho, že by rypoši mohli vnímat a využívat signály zemského magnetického pole pro prostorovou orientaci. Touto otázkou se ve svých studiích zabývali Burda a kol. 1990 a Marhold a kol. 1997a,b.

U rypoše *Fucomys anselli* bylo demonstrováno, že při umístění do kruhové arény preferují výstavbu svých hnízd v jihovýchodním sektoru a pomocí změny magnetického pole Helmholtzovou cívkou lze tuto preferenci změnit (Burda a kol. 1990).

V prvním experimentu studie Marholda a kol. (1997a) byla testována směrová preference rypoše *Fucomyse anselli* v přirozeném magnetickém poli. Všechny skupiny vykazovaly konstantní, statisticky signifikantní a sezónně nezávislou preferenci pro stavbu hnízd v jihovýchodním sektoru kruhové arény. Výsledky testování ukazují, že *F. anselli* vykazuje spontánní trvalé preference pro jihovýchodní směr. Tato preference může být považována za spontánní vrozené chování. Následovali testy, ve kterých byl převrácen

magnetický sever, ale intenzita a inklinace zůstaly nezměněné. Rypoši odpovídali změnou preference směru. V dalších testech obrátili inklinaci z $+66^\circ$ na -66° bez změněné horizontální složky. Tento zásah však na rypoše neměl žádný vliv. Na základě všech výše uvedených výsledků autoři usuzují, že *Fucomys* používá polaritní magnetický kompas.

Ve čtvrtém experimentu bylo zkoumáno, zda se u rypošů testovaných v otevřené aréně (s umělým světlem o intenzitě 33 lux) nebo v aréně zakryté plastovou deskou neprostupnou pro světlo (tj. v podmínkách úplně beze světla) ukážou signifikantní rozdíly v umístění hnízd. Srovnání těchto dvou podmínek neukazuje signifikantní rozdíl ani ve směru ani v rozptylu. Viditelné světlo může být alespoň pro primární proces vnímání magnetického pole u rypošů vyloučeno (Marhold a kol. 1997b).

Slepci:

V roce 2001 Kimchi a Terkel zkoumali magnetickou orientaci slepců *Spalax ehrenbergii*. *S. ehrenbergii* je soliterní podzemní hlodavec s velmi slabým sluchem a jeho zbytkový zrak reaguje pouze na světlo a tmu (Rado et al., 1991).

První experiment byl navržen tak, aby ukázal možné směrové preference slepců při stavění hnízd. Slepci byli umístěni do osmi-ramenného bludiště podobného jejich podzemním tunelovým systémům. V přirozeném magnetickém poli měli slepci silné směrové preference pro umístění hnízda v jižním sektoru bludiště. Když byla polarita zemského magnetického pole posunuta o 180° , přesunuli slepci svá hnízda do severní části bludiště. Z těchto výsledků lze usuzovat, že *S. ehrenbergii* využívá informace geomagnetického pole (Kimchi and Terkel 2001).

Ve druhém experimentu testovali, zda je magnetická orientace objevená v prvním experimentu závislá na světle. Slepci byli umístěni v osmi-ramenném bludišti v absolutní tmě. Mezi testy za světla a ve tmě nebyly pozorovány signifikantní rozdíly ve směrové preferenci. Magnetická kompasová orientace je tedy u slepců nezávislá na světle (Kimchi and Terkel 2001).

Třetí experiment měl ukázat, zda k orientaci v labyrintu používají slepci zemské magnetické pole jako magnetické vodítko. Experiment probíhal ve dvou fázích. V první byli slepci trénováni nalézt cílový box. Ve druhé fázi polovina testovaných slepců byla přenesena do jiného bludiště s přirozeným magnetickým polem, zatímco ostatní byli testováni

v převráceném magnetickém poli o 180°. U slepců testovaných v převráceném poli se objevil signifikantní úpadek v porovnání se slepci v přirozeném magnetickém poli. Autoři tedy došli k závěru, že *S.ehrenbergii* je schopen vnímat a používat magnetické pole k orientaci v prostoru (Kimchi and Terkel 2001).

Tucotuco (*Ctenomys*)

Mezi podzemní hlodavce, kteří se podle některých prací zdají být neschopni používat magnetickou orientaci patří tucotuco *Ctenomys talarum* z čeledi tukotukovití (Ctenomyidae). U *C.talarum* byl prováděn experiment, který měl prokázat, že tento hlodavec vykazuje směrové preference při kopání tunelů. A dále, že je schopen používat zemské magnetické pole k orientaci na cíl v bludišti. Žádný z těchto testů však neprokázal schopnost *C. talarum* využívat zemské magnetické pole (Schleich a kol. 2004).

5.2 Letouni (Chiroptera)

Recentní studie dokládají, že netopýři jsou schopni zpracovávat informace poskytované geomagnetickým polem Země. Schopnost netopýřů využít tyto informace ke své orientaci byla zkoumána u netopýra hnědého *Eptesicus fuscus* (Holland a kol. 2006; Holland a kol. 2008), netopýřů druhu *Nyctalus plancyi* (Wang Y. a kol. 2007) a netopýra velkého *Myotis myotis* (Holland a kol. 2010).

Tyto studie naznačují, že by netopýři mohli disponovat polaritním magnetickým kompasem (Holland a kol. 2006; Wang Y. a kol. 2007) založeným na jednodoménovém magnetitu (Holland a kol. 2008).

Existence magnetického kompasu u netopýřů byla poprvé demonstrována u netopýra hnědého *Eptesicus fuscus*. Po přemístění netopýřů z jejich kolonie, bylo zjištěno, že navigační chování lze ovlivnit umělým posunutím zemského magnetického pole. 20 km severně od svých kolonií byly vypuštěny 3 skupiny netopýřů. Kontrolní skupina s nezměněným magnetickým polem po 5 km směřovala signifikantně domů. U dvou skupin netopýřů bylo posunuto zemské magnetické pole o 90°. První skupina, které bylo magnetické pole posunuto o 90° ve směru hodinových ručiček se po 5 km orientovali ve východním směru (90°), oproti tomu druhá skupina s magnetickým polem posunutým proti směru hodinových ručiček se

orientovala západně (270°). Dosažení tohoto signifikantního rozdílu vedlo k závěru, že se netopýr hnědý *Eptesicus fuscus* při navigaci spoléhá na magnetický kompas (Holland a kol. 2006).

V práci Holland a kol. 2006 byla vyslovena hypotéza, že západ slunce zajišťuje primární směrovou referenci, kterou je polaritní magnetický kompas netopýrů denně kalibrován. Nejnovější experimenty testující tuto hypotézu byly prováděny na netopýru velkém *Myotis myotis* (Holland a kol. 2010). V prvním experimentu byly dvě skupiny netopýrů vystaveny změněnému magnetickému poli. Mezi oběma skupinami byl signifikantní rozdíl v průměrném směrovém úhlu, který byl u experimentální skupiny otočen o $77,56^\circ$ proti směru hodinových ručiček oproti kontrole. Ve druhém experimentu, ve kterém byli netopýři vystaveni otočenému magnetickému poli až po vymizení všech stop po západu slunce, však rozdíly již signifikantní nebyly. Výsledky experimentu potvrzují výše zmíněnou hypotézu (Holland a kol. 2010).

V práci Wang a kol. 2007 testovali vliv změny polarity a inklinace magnetického pole u netopýra *Nyctalus plancyi* pomocí monitoringu preference zavěšování v přirozeném prostředí nebo v experimentálně změněném magnetickém poli. V přirozeném magnetickém poli vykazovali netopýři preferenci pro zavěšování na severní straně koše. Na změnu horizontální komponenty reagovali změnou pozice a zavěsili se na jižní stranu koše, čímž byla demonstrována senzitivita netopýrů k polaritě magnetického pole. Při změně vertikální komponenty pole nebyla zachycena žádná reakce naznačující senzitivitu k inklinaci. Netopýři druhu *Nyctalus plancyi* tedy reagují na změny v polaritě magnetického pole, nikoli na změny inklinace, a tak lze předpokládat, že mají polaritní magnetický kompas (Wang a kol. 2007).

Použití jednodoménového magnetitu k detekci magnetického pole bylo testováno u netopýra hnědého *Eptesicus fuscus* (Holland a kol. 2008). Pro prokázání přítomnosti jednodoménového magnetitu v těle netopýrů byl použit pulz-remagnetizační experiment. Zvířata byla vystavena krátkému, silnému magnetickému pulzu, který může změnit směr magnetizace jednodoménového magnetitu či narušit uspořádání shluků superparamagnetických nanokrystalů. Kontrolní skupina se společně se skupinou ovlivněnou paralelním pulzem orientovala signifikantně a průměrný vektor se nelišil od směru domů. Ve skupině ovlivněné antiparalelním pulzem se však objevili signifikantní rozdíly v rozptylu. Výsledky tedy ukazují na využívání magnetitu a naznačují polaritně založený receptor, nejpravděpodobněji jednodoménový magnetit (Holland a kol. 2008).

5.3 Sudokopytníci (Artiodactyla)

Schopnost orientovat se podle magnetického pole Země byla v recentních studiích navržena také u některých druhů sudokopytníků *Artiodactyla*. Konkrétně u srnce obecného *Capreolus capreolus*, jelena lesního *Cervus elaphus* a tura domácího *Bos primigenius* (Begall a kol. 2008, Burda a kol. 2009).

Pomocí experimentů založených na vyhodnocování satelitních a leteckých snímků pořízených na Google Earth a terénním pozorováním, byla u těchto sudokopytníků zjištěn magnetický alignment. Vzhledem k tomu, že na snímcích nebylo možné rozlišit hlavy zvířat, a tedy ani přední a zadní část těla, byly k vyhodnocení použity pouze podélné osy těl. Směry orientace os těl byly vztaženy k magnetickému severu a následně vyhodnoceny. Vyhodnocení osových směrů spárkaté zvěře bylo založené na měření zálehů zvířat ležících ve sněhu a na směru os těl zvířat pozorovaných při pastvě a odpočinku. Spárkatá zvěř vykazovala signifikantní odchylku od náhodné distribuce odhalující alignment zhruba severojižním směrem. U pasoucích se a odpočívajících stád krav byla zaznamenána signifikantní odchylka od náhodné distribuce s preferencí pro přibližně severojižní směr. Průměrný vektor byl vyhodnocován pro celé stádo, protože s jednotlivci nelze zacházet jako s nezávislými daty v důsledku možného stádového efektu (Begall a kol. 2009).

Analýzou satelitních a vzdušných snímků stád krav a terénním pozorováním alignmentu těl pasoucích se srnců bylo zjištěno, že magnetický alignment určitých druhů sudokopytníků může být narušen nízkofrekvenčním magnetickým polem generovaným elektrickým vedením vysokého napětí. Zvířata vystavená různým magnetickým polím přímo pod nebo v blízkosti (< 150 m) elektrického vedení vykazují náhodnou distribuci na rozdíl od zvířat pasoucích se v lokalitách mimo dosah elektrického vedení. S rostoucí vzdáleností od elektrického vedení se rušivý účinek zmenšuje (Burda a kol. 2009).

Biologický význam a mechanismy magnetického alignmentu nám sice zatím zůstávají utajeny, ale autoři výše zmíněné studie (Begall a kol. 2008) usuzují, že význam magnetického alignmentu může ovlivňovat blíže nespecifikované fyziologické procesy, příp. že zachování určitého magnetického směru může poskytnout referenci pro prostorovou orientaci .

5.4 Kytovci (Cetacea)

Vzhledem k obtížnému testování velkých zvířat jako jsou kytovci *Cetacea*, zatím nebyl podán žádný přímý důkaz existence magnetické orientace.

V roce 1992 byl nicméně M. M. Walkerem poskytnut alespoň nepřímý důkaz vnímání geomagnetického pole u plejtváka myšoka *Balaenoptera physalus*. Plejtváci byli pozorováni při pobřeží kontinentálního šelfu severovýchodních Spojených států. Během vzdušných průzkumů byly získány soubory dat pozic jejich výskytů. Tyto soubory dat byly spolu s digitálními geomagnetickými a hloubkovými daty pobřeží a kontinentálního šelfu použity k Monte Carlo simulacím. Nejdříve bylo testováno, zda existuje spojení mezi pozicemi velryb a geomagnetickými a hloubkovými parametry. Tyto testy však odhalily pouze náhodnou distribuci zvířat s ohledem na hloubku dna, skosení dna a charakteristiky lokálního geomagnetického pole. Nicméně testování možného vlivu sezóny na distribuci pozorovaných pozic s ohledem na geofyzikální parametry, demonstrovalo spojení plejtváků s oblastmi s nízkým gradientem a intenzitou magnetického pole během podzimu a zimy. Naopak po vyloučení krmících se jedinců byla spojení se stejnými parametry geomagnetického pole pozorována během jara a zimy. Spojení plejtváků s vlastnostmi geomagnetického pole je tedy korelováno se sezónními vlivy. Ačkoli se jedná pouze o nepřímé důkazy, z výsledků této studie je možné usuzovat, že plejtváci jsou nejspíš schopni vnímat magnetické pole země a používat ho při migraci.

ZÁVĚR

Magnetická orientace savců je v posledních letech intenzivně studována. I přesto je její existence prokázána jen u několika málo druhů.

Nejlépe prostudovanou savčí skupinou jsou hlodavci, kterým dominují podzemní savci. U rypošů a slepců byl potvrzen na světle nezávislý polaritní kompas. Oproti tomu u ostatních hlodavců je výzkum zatím ve fázi prokazování existence magnetické orientace, která se navíc u některých jeví jako naučená. Polaritní magnetický kompas byl také objeven u letounů, jejichž kompas je nejspíš denně kalibrován podle západu slunce. Experimentální data naznačují existenci magnetického alignmentu u sudokopytníků. Zda kopytníci používají magnetickou informaci jako vodítko pro svou orientaci však zůstává nejasné.

Výzkum magnetického smyslu je zatím, zvláště v porovnání s ostatními smysly jako je zrak, čich, sluch či hmat, v plenkách. Přesto byla nade vší pochybnost prokázána existence tohoto ještě v poměrně nedávné době zpochybňovaného smyslu. V tomto kontextu se zdá být více než pravděpodobné, že v budoucnu bude na magnetorecepci a magnetickou orientaci zaměřena zvýšená pozornost výzkumníků.

POUŽITÁ LITERATURA

August PV, Ayvazian SG, Anderson JGT.1989. Magnetic orientation in a small mammal *Peromyscus leucopus*. *Journal of Mammalogy* **70**: 1-9.

Bazylinski DA, Frankel RB.2004. : **Bazylinski DA, Garratt-Reed AJ, Frankel RB.**1994. Electron microscopic studies of magnetosomes in magnetotactic bacteria. *Microsc. Res. Tech.* **27**: 389–401.

Bazylinski DA, Frankel RB.2004. Magnetosome formation in prokaryotes. *Nat. Rev. Microbiol.* **36**: 217-238.

Begall S, Červený J, Neef J, Vojtěch O, Burda H.2008. Magnetic alignment in grazing and resting cattle and deer. *Proc Natl Acad Sci USA* **105**: 13451-12455.

Blakemore RP.1982. Magnetotactic bacteria. *Ann. Rev Microbiol.* **36**: 217-38.

Blakemore RP.1975. Magnetotactic bacteria. *Science* **190**: 377-379.

Boles LC, Lohmann KJ.2003. True navigation and magnetic map in spiny lobsters. *Nature* **421**:60–63.

Burda H, Begall S, Červený J, Neef J, Němec P.2009. Extremely low-frequency electromagnetic fields disrupt magnetic alignment of ruminants. *Proc Natl Acad Sci USA*. **106**: 5708-5713.

Burda H, Marhold S, Westenberger T, Wiltshko R, Wiltshko W.1990. Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* Bathyergidae. *Experientia* **46**:528–530

Cain SD, Boles LC, Wang JH, Lohmann KJ.2005. Orientation and Navigation in Marine Turtles, Lobsters, and Molluscs: Concepts and Conundrums. *INTEGR. COMP. BIOL.* **45**:539–546

Campbell WH.2001. Earth magnetism. *Harcourt/academic press*.

Campbell WH.2003. Introduction to geomagnetic fields. *Cambridge university press*.

Deutschlander ME, Freake MJ, Borland SCH, Phillips JB, Madden RC, Anderson LE, Wilson BW.2003. Learned magnetic compass orientation by the Siberian hamster, *Phodopus sungorus*. *Animal Behaviour* **65**:779-786

Deutschlander ME, Phillips JB, Borland SC.1999. The case for a light-dependent magnetoreception mechanism in animals. *J Exp Biol* **202**:891–908

Holland RA, Borissov I, Siemers BM.2010. A nocturnal mammal, the greater mouse-eared bat, calibrates a magnetic compass by the sun. *PNAS* **15**:6941-6945.

Holland RA, Kirschvink JL, Doak TG, Wikelski M.2008. Bats Use Magnetite to Detect the Earth's Magnetic Field. *PLoS One* **3**: e1676.

Holland RA, Thorup K, Vonhof MJ, Cochran WW, Wikelski M.2006. Navigation Bat orientation using Earth's magnetic field. *Nature* **444**: 702.

Johnsen S, Lohmann KJ.2005. The physics and neurobiology of magnetoreception. *Nat Neurosci Rev* **6**:703–712

Kimchi T, Etienne AS, Terkel J.2004. A subterranean mammal uses the magnetic compass for path integration. *Proc Natl Acad Sci USA* **101**:1105–1109

Kimchi T, Terkel J.2001. Magnetic compass orientation in the blind mole rat *Spalax ehrenbergi*. *J Exp Biol* **204**:751–758

Kirschvink JL, Dizon AE, Westphal JA.1986. Evidence from strandings for geomagnetic sensitivity in cetaceans. *J. exp. Biol.* **120**: 1-24

- Lanza R, Meloni A.**2006. The Earth's magnetism. *Springer Verlag*.
- Light P, Salmon M, Lohmann KJ.**1993. Geomagnetic orientation of loggerhead sea turtles: evidence for an inclination compass. *J Exp Biol* **182**:1–10.
- Lohmann KJ, Lohmann CMF, Erhart LM, Bagley DA, Swing T.**2004. Geomagnetic map used in sea-turtle navigation. *Nature* **428**:909–910
- Marhold S, Wiltshko W, Burda H.**1997. A magnetic polarity compass for direction fading in a subterranean mammal. *Naturwiss* **84**:421–423
- Mouritsen H, Ritz T.**2005. Magnetoreception and its use in bird navigation. *Current Opinion in Neurobiology*. **15**:1–9
- Muheim R, Edgar NM, Sloan KA, Phillips JB.**2006. Magnetic Compass orientation in C57BL/6J mice. *Psychonomic Society, Inc.* **34**: 366-373
- Phillips JB, Borland CH.**1992. Behavioural evidence for use of a light-dependent magnetoreception mechanism by a vertebrate. *Nature*. **359**
- Rado R, Gev H, Goldman BD, Terkel J.**1991. Light and circadian activity in the blind mole rat. *PHOTOBIOLOGY - THE SCIENCE AND ITS APPLICATIONS*. 581-589
- Ritz T, Adem S, Schulten K.**2000. A model for photoreceptor-based magnetoreception in birds. *Biophys J* **78**:707–718
- Walker MM, Kirschvink JL, Ahmed G, Dizon AE.**1992. Evidence that fin whales respond to the geomagnetic field during migration. *J. exp. Biol.* **171**: 67-78
- Wang Y , Pan Y, Parsons S, Walker M, Zhang S.**2007. Bats respond to polarity of a magnetic field. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* **274**: 2901-2905.

Wiltschko R, Stapput K, Bischof HJ, Wiltschko W.2007. Light-dependent magnetoreception in birds: increasing intensity of monochromatic light changes the nature of the response. *Frontiers in Zoology* **4**:5

Wiltschko W, Wiltschko R.1972. Magnetic compass of European robins. *Science* **176**:62–64.

Wiltschko W, Wiltschko R.2005. Magnetic orientation and magnetoreception in birds and other animals. *J Comp Physiol A*. **191**: 675–693

Wiltschko R, Wiltschko W.1995. Magnetic orientation in animals. *Springer Verlag*

Wiltschko W, Wiltschko R.2002. Magnetic compass orientation in birds and its physiological basis. *Springer-Verlag*